المحاضرة الخامسة

علم بيئة الجماعات

Population Ecology

تعيش الكائنات الحية كأفراد ضمن جماعات، **أي مجموعات من الأفراد من نفس النوع تعيش معاً في مكان وزمان واحد، وقادرة على التزاوج فيما بينها لإعطاء نسل جديد**. يمكن تعريف الجماعة بشكل أضيق أو أوسع. هذه المرونة تسمح لنا بالتحدث بتعابير مشابهة عن جماعة البشر في العالم، أو جماعة الطلائعيات في أمعاء النمل الأبيض، أو جماعة الغزلان التي تعيش في الغابة. في بعض الأحيان يكون حدود تعريف الجماعة واضحاً، مثل حافة بحيرة جبلية منعزلة لسمك السلمون، وفي بعض الأحيان تكون غير واضحة، كتحركِ أفراد الغزلان بسهولة جيئة وذهاباً بين غابتين يفصلهما حقل ذرة.

يطلق على التوزيع الجغرافي للجماعة النطاق (المدى)

لا توجد جماعة تعيش في مناطق العالم كلها، حتى البشر. معظم الأنواع، حقيقة تمتلك نطاقات جغرافية مُحدّدة نسبياً، ووقد يكون نطاق بعض الأنواع **ضئيل وصغير**. على سبيل المثال، **سمكة *Cyprinodon diabolis* والملقبة بثقب الشيطان** Devils Hole تعيش في ينبوع واحد في جنوب نيفادا الشكل (1) ، من ناحية أخرى، بعض الأنواع تعد **واسعة التوزّع كالدولفين العادي *Dolphinus delphis***، على سبيل المثال، الذي يعيش في محيطات العالم جميعها. كما ذكرنا سابقا، يجب أن تكون الكائنات الحية **مُتكيفة** مع البيئة التي توجد فيها. الدببة القطبية متكيفة بشكل خاص للعيش في برودة المنطقة القطبية، ولكنك لن تجدها في الغابة المطرية الاستوائية. تعيش بعض بدائيات النوى في المياه الساخنة لينابيع يلوستون القريبة من الغليان ولكنها لا توجد في مياه الجداول الباردة المجاورة. لكل جماعة احتياجاتها الخاصة من درجة حرارة، ورطوبة، وأنواع معينة من الغذاء، بالإضافة إلى مجموعة من العوامل الأخرى التي تُحدد أماكن تعايشها وتكاثرها، والأمكنة التي لا تستطيع العيش فيها. إضافة إلى ذلك، في الأماكن التي يمكن أن تكون مناسبة، توجد المفترسات، أو المنافسات، أو الطفيليات التي ربما تمنع الجماعة من احتلال مساحة معينة.

الشكل (1): سمكة *Cyprinodon diabolis* التي تمتلك نطاق صغير بالمقارنة مع أي حيوان فقاري في العالم.

ديموغرافيا Demography الجماعة

تمثّل الدراسة الكمية للجماعات. يمكن دراسة كيفية تغير حجم الجماعة خلال الزمن على مستويين كلي وجزئي. على المستوى الأشمل، يمكننا دراسة الجماعة ككل كي نحدد ما إذا كانت تتزايد، أم تتناقص، أم تبقى ثابتة.

ببساطة **تنمو** الجماعات إذا زاد عدد الولادات على عدد الوفيات، **وتتناقص** إذا كان عدد الوفيات أعلى من عدد الولادات. إن فهم هذه الثوابت غالباً يكون **أسهل** إذا جزأنا الجماعة إلى **وحدات أصغر** مكونة من أفراد من العمر نفسه (على سبيل المثال، أعمارهم سنة واحدة) ودرسنا العوامل التي تؤثر في معدلات الولادة ومعدلات الوفاة لكل وحدة بشكل منفصل.

نسبة الجنس وزمن الجيل يؤثران في معدلات نمو الجماعة

يمكن أن يتأثر نمو الجماعة **بنسبة الجنس Sex ratio**. عادة ما يرتبط عدد الولادات في جماعة بشكل مباشر مع **عدد الإناث**، وربما **لا ترتبط** الولادات بشكل قوي مع أعداد **الذكور** في الأنواع التي يتزاوج فيها ذكر واحد مع إناث كثيرات.

في أنواع كثيرة، **يتنافس** الذكور لفرصة التزاوج مع الإناث؛ ولهذا نجد أن القليل من الذكور له **كثير من التزاوجات**، وكثير من الذكور **لا يتزاوجون أبداً** في مثل هذه الأنواع، **لا تؤثر** نسبة الجنس المنحازة **للإناث** في معدلات النمو؛ إنّ الانخفاض في عدد الذكور سيغير ببساطة هويات الذكور المتزاوجة **دون أن يُقلل** من عدد الولادات **على عكس** الأنواع أحادية التزاوج، ربما يكون للأزواج روابط تكاثرية **طويلة الأمد**، وانخفاض أعداد الذكور هنا ربما يُمكنه أن يُقلل بشكل مباشر أعداد الولادات.

زمن الجيل Generation time وهو **الفترة الزمنية بين ولادة الفرد وولادة نسله**. ويمكنه أيضاً أن **يؤثر** في معدلات نمو الجماعة. تختلف الأنواع في زمن جيل كل منها. يمكن **لاختلاف حجم الجسم** أن يفسّر الكثير من هذا التنوع، تمر **الفئران** بـ 100 جيل تقريباً مقارنة مع مرور **الفيل** بجيل واحد. ولكن لا يعني الحجم الصغير دائماً زمن جيل قصير. **فسمندل الماء** الشكل (2)، على سبيل المثال، أصغر من الفئران، ولكنه يملك زمن جيل أطول بشكل واضح.

الشكل (2): سمندل الماء.

مع **تساوي** العوامل الأخرى جميعها، يمكن للجماعات ذات زمن الجيل **القصير** أن **تزداد في الحجم** بشكل أسرع من الجماعات ذات الأعمار الأطول. وبشكل معاكس، ولأن زمن الجيل وفترة الحياة في العادة **مرتبطان** بشكل قوي، فإن الجماعات ذات زمن الجيل **القصير** ربما يمكنها أيضاً أن تتضاءل في الحجم بسرعة أكبر إذا **تناقص** معدل الولادة بشكل مفاجئ.

معدل نمو الجماعة

النموذج الأول: النمو الأسي للجماعات من دون حدود

يعرّف معدل نمو الجماعة G (في بعض المراجع يرمز له بـ r)، **بأنه الفرق بين معدل الولادة** b، **ومعدل الفناء (الموت أو النفوق)** d، **مضافاً إليه حركة الأفراد داخل الجماعة أو خارجها (** e **، معدل الحركة إلى خارج المساحة؛** i **معدل الحركة إلى داخل المساحة)**. وعلى هذا يكون:

$$G = (b - d) + (i - e) \quad (\text{أو } r)$$

النموذج الأبسط لنمو الجماعة يفترض أن الجماعة **تنمو دون حدود على معدلها الأقصى، وأن معدلات الهجرة إلى الجماعة ومنها متساوية أيضاً**. هذا المعدل، يسمى **الجهد الحيوي Biotic potential**، وهو المعدل الذي ستزيد عنده جماعة من نوع معين عندما لا تكون هناك حدود موضوعة على معدل نموها. رياضياً، يحدد هذا بالمعادلة الآتية:

$$\frac{dS_t}{dt} = G_i(S_0)$$

أو:

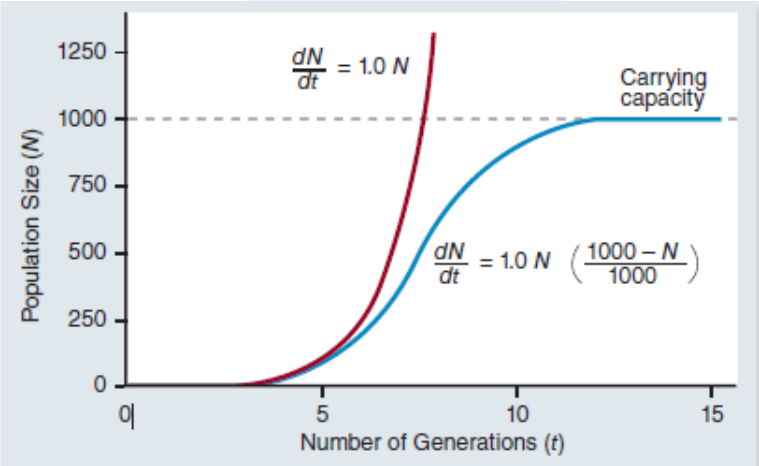
$$\frac{dN}{dt} = r_i N$$

حيث يمثّل dS_t/dt (أو dN/dt) معدل التغير في أعداد الجماعة خلال الزمن، G_i (أو r_i) المعدل الداخلي للزيادة الطبيعية في الجماعة أو المقدرة الذاتية على النمو.

الجهد الحيوي لأي جماعة أسي يمثّله الخط الأحمر في الشكل (3). وحتى عندما تكون الزيادة في المعدل ثابتة، يزداد عدد الأفراد الحقيقي بسرعة وبالتالي نمو في حجم الجماعة. إن نتيجة النمو الأسي دون حدود (رقابة) هو انفجار الجماعة.

القدرة الاستيعابية (الحمولية) القصوى Maximum carrying capacity

لا يهم سرعة نمو الجماعة، إذ أنها ستصل في النهاية إلى حد يفرضه نقص في واحد أو أكثر من العوامل البيئية المهمة، مثل: الحيّز، أو الضوء، أو الماء، أو الغذاء. ربما تصل الجماعة في النهاية إلى حالة اتزان عند حجم معين، يدعى بالقدرة الاستيعابية القصوى للمكان الذي تعيش فيه ويرمز لها بـ K. وبالتالي يمكن تعريف القدرة الاستيعابية القصوى بأنها العدد الأقصى من الأفراد الذي تستطيع البيئة دعمه.



الشكل (3): نموذجان لنمو الجماعة: يظهر الخط الأحمر النمو الأسي لجماعة لها r_i=1.0، ويوضح الخط الأزرق نموذج النمو المنطقي (اللوجستي) لها r_i=1.0 و K= 1000 فرد. في البداية يتسارع النمو المنطقي بشكل أسي؛ وعندما تصبح المصادر (الغذائية مثلاً) محدودة، يزداد معدل الوفاة، ويتباطأ النمو. يتوقف النمو عندما يتساوى معدلا الوفاة والولادة، تعتمد بالنهاية القدرة الاستيعابية القصوى K على المصادر المتوافرة في البيئة.

النموذج الثاني: النمو المنطقي (اللوجستي logistic) لجماعات تقترب من قدرة الحمل الخاصة بها

عندما تقترب جماعة ما من القدرة الاستيعابية الخاصة بها، فإن معدل نموها ينخفض بشدة؛ لان المصادر المتبقية الخاصة بكل فرد جديد تصبح قليلة. يمكن مقاربة منحني النمو لتلك الجماعة، التي يقيدها عامل بيئي أو أكثر، بمعادلة النمو المنطقي (اللوجستي) الآتية:

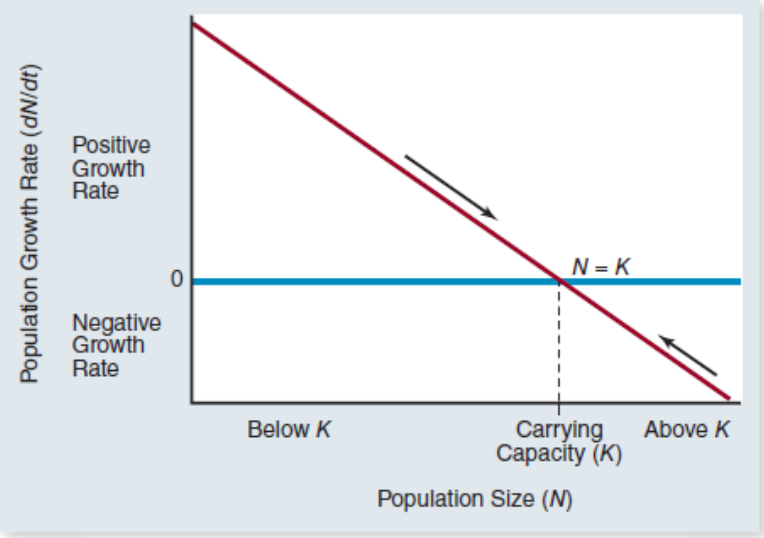
$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K-N}{K}\right)$$

يتمثل التعديل في هذا النموذج بضرب rN بالكسر $[(K-N)/K]$. كلما زادت N يصبح كسر المصادر الذي تضرب فيه r أصغر فأصغر، ويتناقص معدل زيادة الجماعة أو نموها.

اذا مثّلت العلاقة السابقة بيانياً، فإننا نحصل على منحني نمو سيني **Sigmoidal growth curve** لأن له منحنى مزدوج يشبه حرف الـS. عندما يستقر حجم الجماعة عند القدرة الاستيعابية، يتباطأ معدل نموها ليتوقف (يقطع halt) في النهاية، الخط الأزرق في الشكل (3).

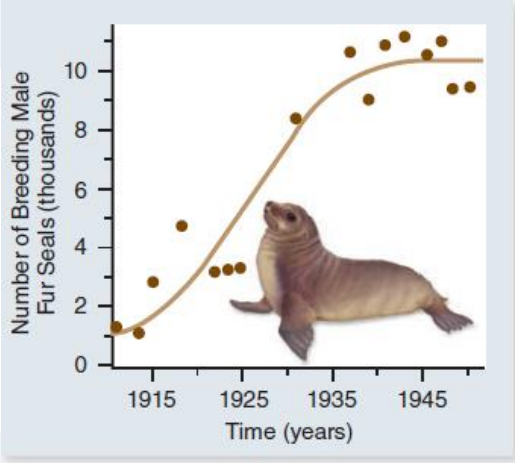
عندما يقترب عدد الأفراد ***N*** من القدرة الاستيعابية ***K***، يبدأ معدل نمو الجماعة بالتباطؤ والانخفاض، ويصل إلى قيمة الصفر عندما ***K*** = ***N*** الشكل (4). وبالعكس، إذا تجاوز عدد الأفراد القدرة الاستيعابية للجماعة، فإن K – N تصبح سالبة، وستواجه الجماعة معدل نمو سلبي. بعد ذلك وعندما يتناقص حجم الجماعة ليقترب من القدرة الاستيعابية، يتناقص معدل النمو السلبي حتى يصل إلى الصفر عندما ***K*** =***N***.

لاحظ أن الجماعة سوف تميل إلى التحرك نحو القدرة الاستيعابية بغض النظر عما إذا كانت في البداية أعلى منه أو أدنى منه. لهذا السبب يميل النمو المنطقي اللوجستي إلى إعادة الجماعة إلى الحجم (عدد الأفراد) نفسه. في هذه الحالة، تعد مثل هذه الجماعات في حالة إتزان Equilibrium.



الشكل (4): العلاقة بين معدل نمو الجماعة وحجمها. الجماعات البعيدة عن القدرة الاستيعابية ستمتلك معدلات نمو عالية موجبة إذا كانت الجماعة أدنى من القدرة الاستيعابية، وسلبية إذا كانت أعلى من القدرة الاستيعابية. عندما تصل الجماعة إلى القدرة الاستيعابية يصبح معدل النمو يساوي الصفر.

في الكثير من الحالات، تظهر الجماعات الحقيقة نزعات تطابق منحني النمو اللوجستي. ليس فقط في المختبر، وإنما أيضاً في الطبيعة كفقمة الفراء *Callorhinus ursinus* على جزيرة سانت بول St. Paul في آلاسكا Alaska. ، الشكل (5).



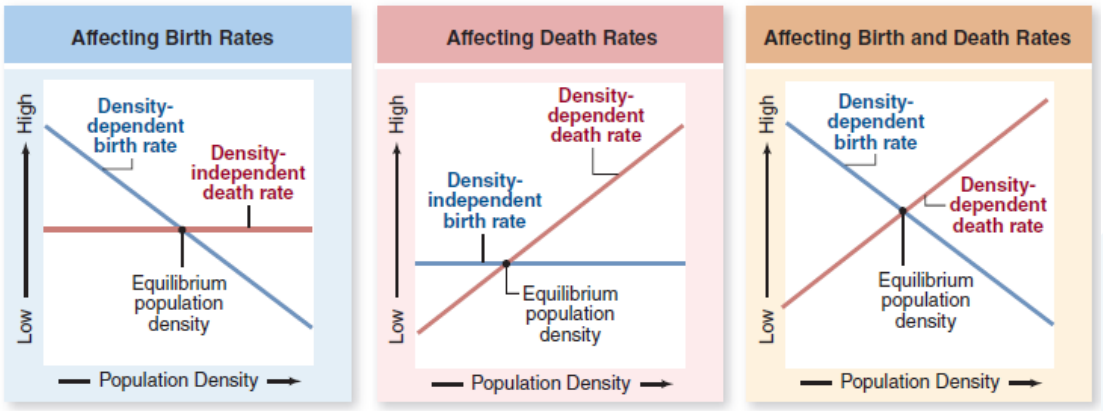
الشكل (5): النمو اللوجستي عند فقمة الفراء.

العوامل التي تنظم حجم الجماعات

ربما تؤثر عوامل عدة في حجم الجماعة عبر الزمن. يعتمد بعض هذه العوامل على **عدد أفراد الجماعة**، ويطلق عليها العوامل **المعتمدة على الكثافة** Density-dependent factors أي المعتمدة على **المخزون**، في حين تؤثر عوامل أخرى في الجماعة بغض النظر عن الحجم والمخزون **كالكوارث الطبيعية** وتدعى بالعوامل **غير المعتمدة على الكثافة** Density-independent factors. تمتلك بعض الجماعات **تقلبات حلقية** Cyclic fluctuations في الحجم ربما تنتج عن تفاعلات معقدة للعوامل المختلفة.

علاقة التأثيرات المعتمدة على الكثافة بكل من التكاثر Reproduction والبقاء Survival

يتأثر معدل نمو الجماعة بحجمها أو مخزونها، فكلما **زاد حجم** الجماعة واقتربت من القدرة الاستيعابية القصوى ***K*** الخاصة بها، فإن معدلات **التكاثر** Reproductive rates (معدلات الولادة Birth rates) **تتناقص**، أو **تزداد** معدلات **الفناء** Mortality rates (النفوق أو الموت) ، **أو كليهما**، بظاهرة تدعى التلقيم الراجع السلبي (التغذية الراجعة السلبية Negative feedback، بالإضافة إلى ذلك يمكن لزيادة كثافة الجماعة وحجمها أن يؤدي إلى **تراكم الفضلات السامة** الناتجة عنها في البيئة، الشكل (6).



الشكل (6): العوامل المعتمدة على الكثافة تؤثر على معدلات الولادة، أو معدل النفوق، أو كليهما.

ربما تؤثر **التغيرات السلوكية** في معدلات نمو الجماعة. فبعض الأفراد تصبح **عدوانية** وغير اجتماعية، تتعارك مع بعضها، **وتتكاثر بشكل قليل، وتتصرف** بشكل عام **تحت ضغط شديد**. من المحتمل أن يكون سبب هذه التغيرات السلوكية هرموني، وعلى الأغلب فإن هذه التغيرات قد ظهرت كاستجابة لظروف تكون فيها **المصادر شحيحة وقليلة**. إضافة إلى ذلك فإن الجماعات كبيرة العدد والمزدحمة ربما **يقل معدل نموها** بسبب زيادة معدل **نزوح أفرادها (هجرة خارجية)** في محاولة لإيجاد ظروف أفضل في أماكن أخرى.

على كل حال، ليست كل العوامل المعتمدة على الكثافة تؤثر سلبياً على حجم الجماعة. في بعض الحالات، **تزداد معدلات النمو مع زيادة حجم الجماعة**. هذه الظاهرة تعرف **بتأثير آلي Allee effect** (نسبة إلى عالم الحيوان الأمريكي Warder Allee الذي كان أول من وصفها) وهي مثال عن التغذية الراجعة الايجابية Positive feedback. يمكن لتأثير آلي أن يأخذ أشكالاً عدة. أكثرها وضوحاً، في **الجماعات المتناثرة** (توزع جغرافي متباعد)؛ **إذ يجد الأفراد صعوبة في العثور على شركاء**، علاوة على ذلك، ربما تعتمد بعض الأنواع على **المجموعات الكبيرة لصد وردع الحيوانات المفترسة، أو لتوفير التحفيز الضروري لأنشطة التكاثر.**

تشمل التأثيرات غير المعتمدة على الكثافة الاضطرابات البيئية والكوارث

لا تتطابق معدلات النمو في الجماعات أحياناً مع معادلة النمو اللوجستي. وذلك لأن معدل النمو هنا تحدده **عوامل ليس لها علاقة بمخزون الجماعة أو حجمها**، مثل **فصول الشتاء شديدة البرودة ، أو الجفاف، أو العواصف، أو الانفجارات البركانية**. حيث يتأثر الأفراد بهذه الأحداث بغض النظر عن حجم الجماعة.

تظهر الجماعات التي توجد في المساحات والبيئات التي تقع فيها الأحداث السابقة غالباً وبشكل متكرر، **أنماط نمو غير طبيعية**؛ حيث **تزداد** فيها الجماعات بشكل مفاجئ عندما تكون **الظروف معتدلة ومناسبة**، ولكنها **تنخفض** انخفاضاً كبيراً عندما تصبح **البيئة غير مناسبة** (عدائية Hostile).

توافر المصادر يؤثر في التكيفات الحياتية

كما رأينا سابقاً، تحافظ بعض الجماعات على معدلات نمو وأحجام مستقرة قريبة من القدرة الاستيعابية الخاصة بها، في حين تتذبذب جماعات أخرى بشكل واضح عندما تكون تحت قدرتها الاستيعابية وبعيدة عنها.

ربما تواجه الجماعات القريبة من قدرة الاستيعاب **منافسة عنيفة على مصادر محدودة**؛ وعلى العكس، تمتلك الجماعات الواقعة تحت القدرة الاستيعابية **حرية الوصول إلى مصادر متوافرة بكميات أكبر**.

عندما تكون المصادر محدودة، **تصبح تكلفة التكاثر غالباً عالية جداً**، ونتيجة لذلك سيتم انتخاب (اصطفاء) أفراد يمكنها المنافسة بفعالية، وتستهلك المصادر بكفاءة. مثل هذه التكيفات تأتي غالباً على حساب تخفيض معدلات التكاثر، ويطلق عليها اسم **الجماعات المنتخبة بقدرة الاستيعاب *K*** **(*K*-selected)** لأنها تكيفت لكي تزدهر عندما تكون الجماعة قريبة من ***K*** الخاص بها، ومن أمثلتها: طيور الكركي، والحيتان، والإنسان، الجدول (1).

وعلى العكس، عند الجماعات الواقعة تحت قدرتها الاستيعابية والبعيدة عنها، تكون المصادر متوافرة، **وتكاليف التكاثر قليلة**، حيث يتم انتخاب واصطفاء الأفراد **ذات معدلات التكاثر الأعلى** والقادرة على إعطاء أقصى عدد من الأنسال، وتدعى هذه **الجماعات بالمنتخبة بمعدل الزيادة أو النمو *r*** **(*r*-selected)**، ومن أمثلتها: حشرات المن، والفئران، والصراصير، الجدول (1).

الجدول (1): التكيفات الحياتية عند كل من جماعات *K*-selected، وجماعات *r*-selected .

التَّكيُّف	جماعات مُنتخبة بمعدل الزيادة -*r*	جماعات مُنتخبة بقدرة الحمل -*k*
العمر عند أول تكاثر	مُبكر	مُتأخر
فترة الحياة	قصيرة	طويلة
فترة النُّضوج	قصيرة	طويلة
مُعدَّل الفناء	غالبًا عالٍ	عادةً مُنخفض
عدد الأنسال المُنتجة في كل فترة تكاثر	كثير	قليل
عدد التَّكاثرات خلال فترة الحياة	قليل	كثير
اعتناء الأبوين	لا يوجد	مُكثَّف غالبًا
حجم الأنسال أو البيوض	صغير	كبير

انتهت المحاضرة ... بالتوفيق للجميع